

低磷胁迫下平邑甜茶根构型与磷吸收特性的变化

范伟国, 杨洪强*, 韩小娇

(山东农业大学园艺科学与工程学院, 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018)

摘要: 为揭示苹果适应低磷胁迫的机制, 以平邑甜茶 [*Malus hupehensis* (Pamp) Rehd.] 为材料, 采用水培方式研究了缺磷和复磷条件下根系磷吸收和根构型参数的变化。结果显示, 平邑甜茶幼苗在缺磷营养液中培养 120 h 期间, 根系磷最大吸收速率始终高于对照, 并趋向一个较稳定的差值; 缺磷处理最初 12 h 内根系磷吸收米氏常数 K_m 值提高, 但 72 ~ 120 h 明显下降。缺磷处理的平邑甜茶幼苗转到完全营养液中培养 12 ~ 120 h, 根系对磷的转运效率影响不大, 而与磷的亲合力下降, 并逐渐恢复到正常状态。平邑甜茶幼苗在缺磷条件下培养至 11 d 时, 一级侧根总长度低于对照, 但在 17 ~ 26 d 时, 一级侧根总长度明显提高。结果表明, 平邑甜茶在短期内主要通过磷吸收动力学的变化来适应缺磷胁迫, 较长时期则通过根构型的变化来适应。

关键词: 平邑甜茶; 根构型; 磷亏缺; 吸收动力学

中图分类号: S 661; Q 949.751.8 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2007) 06-1341-06

Changes of Root Architecture and Phosphorus Uptake by Roots of *Malus hupehensis* (Pamp) Rehd. under the Condition of Phosphorus-deficiency

FAN Wei-guo, YANG Hong-qiang*, and HAN Xiao-jiao

(College of Horticulture Science and Engineering, State Key Laboratory of Crop Biology, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China)

Abstract: To probe into the adaptive mechanism of apple to phosphorus deficiency, a systematic study was made, using *Malus hupehensis* (Pamp) Rehd. as materials and by means of water-culture approach, about the dynamic changes of uptake of phosphorus by roots and root architecture parameters of *M. hupehensis* Rehd. under the condition of P-deficiency and re-supplied P. Results revealed that the greatest rate of absorption (I_{max}) of *M. hupehensis* Rehd. young seedling in P-deficiency nutrient solution was constantly higher than that of *M. hupehensis* Rehd. young seedling in full Hoagland solution, and tended to be relatively stable in 120 h; Michaelis constant (K_m) went up during 0–12 h, but obviously decreased between 72 h to 120 h. In contrast, the effect of root system on the phosphorus transport efficiency was not remarkable, but the phosphorus affinity decreased and gradually returned to normal from 12 h to 120 h when the plants cultivated in P-deficiency solution were transplanted into and stayed in the full Hoagland solution. In addition, the lengths of primary lateral roots in P-deficiency solution were shorter than that of primary lateral roots in full Hoagland solution on the 11th day, and obviously increased from 17th day to 26th day. The results demonstrated that the adaptation of *M. hupehensis* Rehd. to the condition of phosphorus-deficiency was realized by the changes of parameters of P uptake kinetics during a short time and by the changes of root architecture during a long time.

Key words: *Malus hupehensis* (Pamp) Rehd.; Root architecture; Phosphorus deficiency; Uptake kinetics

收稿日期: 2007-04-09; 修回日期: 2007-08-27

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30571285; 30671452); 教育部留学回国人员科研启动基金项目

* 通讯作者 Author for correspondence (E-mail: hqyang@sdau.edu.cn)

已有研究表明,逆境下植物能够感应外界营养亏缺等环境胁迫,并能通过自身调节系统使之在根系形态和吸收效率等方面做出适应性调整,如低磷胁迫下小麦、水稻、油菜、菜豆等作物的根系形态及其磷吸收效率等发生明显改变(黄智刚,2000;李继云等,2000;郭玉春等,2003)。苹果是重要的木本果树,在许多方面明显不同于小麦等农作物,环境缺磷时苹果根构型如何变化,至今未见报道。离子吸收动力学参数(K_m 和 I_{max})能综合反映植物对某种离子的吸收效率(Lee,1982),人们对正常条件下果树的铁离子吸收动力学也进行了一定研究(韩振海等,1995;方从兵和孙俊,2001),作者也曾报道苹果钙离子吸收动力学的研究结果(杨洪强等,2003),但在缺磷条件下果树吸收动力学参数如何变化尚不清楚。本试验中以湖北海棠的一个变种——平邑甜茶为试验材料对此进行探讨,试图为揭示苹果对低磷胁迫的适应机制,为果树营养管理提供试验依据。

1 材料与方法

试验材料为生长良好、苗龄相同、长势基本一致的1400株(6~7片叶)平邑甜茶 [*Malus hupehensis* (Pamp) Rehd.] 幼苗。

缺磷营养液即不含磷的Hoagland营养液,参照文献(张志良和瞿伟菁,2003)配制。幼苗在Hoagland营养液(含 $H_2PO_4^-$ 1 mmol·L⁻¹; pH 6.5,每2 d校正1次)中预培养30 d后,分别转入新鲜Hoagland营养液和缺磷营养液(pH 6.5)中处理6、12、24、72和120 h。处理结束后参照文献(董淑富,1995;韩振海等,1995;方从兵和孙俊,2001;杨洪强等,2003)测定磷吸收动力学参数。根据参考文献(董淑富,1995)及预备试验,磷溶液系列浓度为0、0.1、0.2、0.3、0.4、0.45、0.5、0.6 mmol·L⁻¹。每个梯度2株苗,每个处理重复3次。

复磷处理即把在缺磷营养液中预培养30 d的幼苗转入完全营养液(pH 6.5)中培养一定时间后,再测定磷吸收动力学参数。

用钼锑抗法(张志良和瞿伟菁,2003)测定溶液中磷含量。

用氯化三苯基四氮唑(TTC)还原法(张志良和瞿伟菁,2003)测定根系活力。

幼苗在完全营养液和缺磷营养液中培养第8天开始,每隔2 d取样调查侧根数量和长度。每处理重复3次。

所有试验数据均用Microsoft Office Excel 2003进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 根系磷吸收对环境缺磷的动态反应

I_{max} 是根系运转离子的能力(离子载体数目或转运效率)的反映。平邑甜茶幼苗缺磷处理12 h,根系磷最大吸收速率 I_{max} 值明显高于完全营养液处理(图1)。 I_{max} 值的升高,暗示短时间缺磷处理使平邑甜茶幼苗根系磷载体转运效率明显提高。缺磷处理24~120 h, I_{max} 值比缺磷前12 h低,但仍比对照高,并与对照维持一个较稳定的差值,这些说明平邑甜茶幼苗根系能够通过磷结合载体的变化(载体数目或转运效率)对缺磷胁迫逐步适应。

K_m 值反映的是根系表面对离子的亲和能力。由图1还可看出,与完全营养液处理相比,缺磷处理12 h,根系磷吸收米氏常数 K_m 值明显提高,这表明短时间缺磷会导致磷运输载体与磷的亲合力下降。但是,缺磷处理24 h前后, K_m 值与完全营养液中培养的幼苗相近,72 h后明显下降,说明随着缺磷时间的延长,平邑甜茶幼苗逐渐适应缺磷环境,根系磷运输载体与磷的亲合力不断增强。

试验中还发现,缺磷营养液中培养的平邑甜茶根系活力,2~7 d明显提高(表1)。根系活力与根系的吸收能力密切相关,这进一步表明,平邑甜茶幼苗根系能够通过提高根系吸收能力适应缺磷环境。

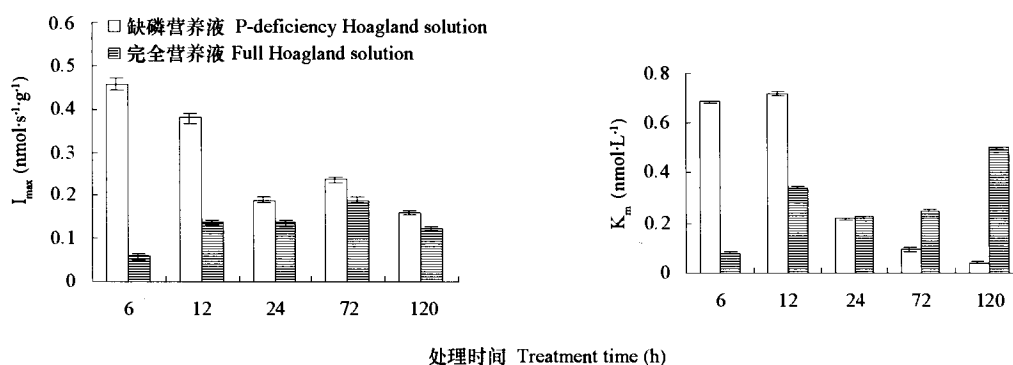


图1 缺磷时根系磷吸收动力学参数变化

Fig. 1 Changes of P uptake kinetic parameters under the condition of P-deficiency

表1 缺磷对平邑甜茶根系活力的影响

Table 1 Effect of P-deficiency on root activity

(mg·g⁻¹·h⁻¹)

处理 Treatment	培养时间 Time of cultivation (d)		
	2	5	7
缺磷营养液 P-deficiency Hoagland solution	40.38 ± 5.97 *	43.26 ± 4.54 *	54.18 ± 5.88 *
完全营养液 Full Hoagland solution	30.47 ± 3.56	32.55 ± 4.83	37.48 ± 4.57

注: 表中数据经方差分析, * 表示 $\alpha=0.05$, 差异显著。Note: In table, the data are analyzed by variance. * represents $\alpha=0.05$, significant difference.

2.2 介质复磷对平邑甜茶根系磷吸收的影响

由图2看出, 介质复磷6 h时, 平邑甜茶幼苗根系最大磷吸收速率 I_{\max} 值明显提高, 但复磷12~120 h期间, I_{\max} 值明显下降, 与一直在缺磷环境中培养的幼苗相近。复磷6 h时 I_{\max} 的提高, 可能是介质突然转换引起的。平邑甜茶幼苗能够通过增加磷转运子数量或提高转运效率而适应缺磷环境, 缺磷环境中根系对磷的转运能力(离子载体数目或转运效率)已达较高水平(图1), 从长时间看(12~120 h), 复磷对根系磷转运效率难有较大影响。而总体上与完全营养液相比, 在缺磷营养液中预培养30 d的植株转入完全营养液中, 24 h内根系对磷可以保持较高的转运能力(I_{\max} 略高)。

图2还显示, 复磷后6~120 h各个时段的 K_m 值均提高。说明复磷后, 环境中的磷浓度提高, 在缺磷环境中培养出的高亲和性(30 d时缺磷处理的 K_m 值仍比完全营养液处理的小)对于新的环境已不需要, 以至于根系与磷的亲合力下降, 并逐渐恢复到正常状态(K_m 值0.2~0.5 nmol·L⁻¹)。

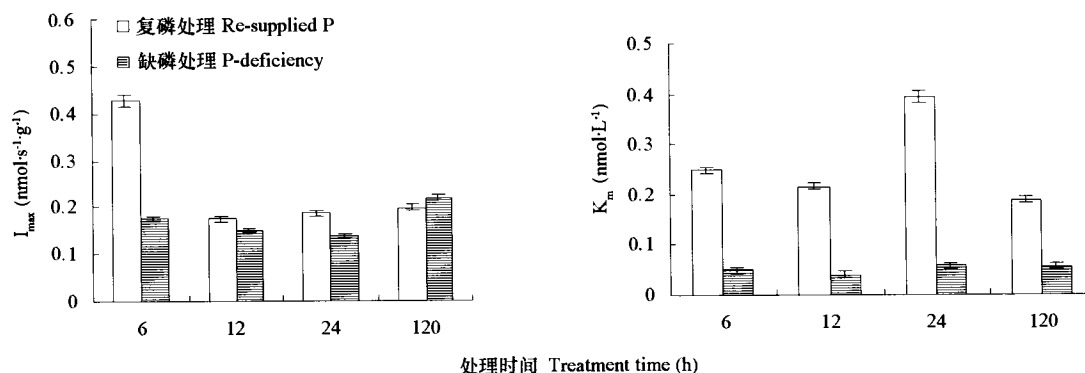


图2 复磷后根系磷吸收动力学参数变化

Fig. 2 Changes of P uptake kinetic parameters after re-supplied P

2.3 平邑甜茶根构型参数对环境缺磷的动态反应

侧根数量、密度和长度是描述平邑甜茶根构型的重要参数。由表 2 看出, 平邑甜茶幼苗在缺磷环境中生长至第 11 天和第 14 天时, 其一级侧根密度、长度和二级侧根长度均低于完全营养液处理 (对照) 的, 其中第 11 天时植株一级侧根长度显著低于对照; 缺磷处理 17~26 d 时, 一级侧根数量、密度以及二级侧根数量和长度与对照无显著差异, 但是一级侧根伸长生长明显加快, 这些说明缺磷环境中生长的平邑甜茶幼苗根构型的改变主要体现在一级侧根长度的改变。

表 2 平邑甜茶幼苗根构型参数对介质缺磷的动态反应

Table 2 The dynamic reactions of root architecture parameters of *Malus hupehensis* (Pamp) Rehd. young seedling to P-deficiency

处理天数 Treatment time(d)	处理 Treatment	一级侧根 (Primary lateral root)			二级侧根 (Secondary lateral root)	
		数量 Number	长度 Length(cm)	密度 Density (Number · cm ⁻¹)	数量 Number	长度 Length(cm)
8	缺磷营养液 P-deficiency Hoagland solution	3.88 ± 1.89	0.39 ± 0.12	0.52 ± 0.11	2.75 ± 0.96	0.25 ± 0.12
	完全营养液 Full Hoagland solution	3.67 ± 1.24	0.44 ± 0.11	0.47 ± 0.21	1.89 ± 0.89	0.24 ± 0.06
11	缺磷营养液 P-deficiency Hoagland solution	5.43 ± 2.37	0.57 ± 0.17 *	0.79 ± 0.23	2.73 ± 0.89	0.26 ± 0.07
	完全营养液 Full Hoagland solution	4.83 ± 1.94	0.76 ± 0.26	0.91 ± 0.32	2.56 ± 0.58	0.30 ± 0.03
14	缺磷营养液 P-deficiency Hoagland solution	6.92 ± 2.11	0.78 ± 0.22	1.02 ± 0.42	3.23 ± 1.10	0.20 ± 0.05
	完全营养液 Full Hoagland solution	6.71 ± 2.07	0.95 ± 0.33	1.18 ± 0.45	5.67 ± 1.53	0.25 ± 0.09
17	缺磷营养液 P-deficiency Hoagland solution	6.80 ± 1.81	1.02 ± 0.31 *	0.92 ± 0.33	5.52 ± 1.60	0.41 ± 0.11
	完全营养液 Full Hoagland solution	6.75 ± 2.00	0.81 ± 0.22	0.88 ± 0.26	6.00 ± 2.22	0.37 ± 0.06
20	缺磷营养液 P-deficiency Hoagland solution	6.27 ± 1.79	1.38 ± 0.43 **	0.82 ± 0.32	8.21 ± 1.53	0.39 ± 0.10
	完全营养液 Full Hoagland solution	6.35 ± 1.64	1.04 ± 0.25	0.86 ± 0.33	7.13 ± 3.36	0.52 ± 0.14
26	缺磷营养液 P-deficiency Hoagland solution	7.46 ± 2.11	2.10 ± 0.77 **	1.09 ± 0.54	9.38 ± 4.14	0.56 ± 0.13
	完全营养液 Full Hoagland solution	6.00 ± 1.29	1.84 ± 0.41	0.96 ± 0.44	9.75 ± 5.50	0.49 ± 0.12

注: 表中数据经方差分析, *F* 检验, *LSR* 测验, * 表示 $\alpha=0.05$, 差异显著; ** 表示 $\alpha=0.01$, 差异极显著。

Note: The data are analyzed by variance. * represents $\alpha=0.05$, significant difference; ** represents $\alpha=0.01$, extremely significant difference.

3 讨论

3.1 平邑甜茶对环境缺磷或复磷初期的适应

较大根际面积与较高的磷亲和力显然是磷高效吸收的关键因素。磷胁迫条件下, 果树可通过增加根系对有效养分离子的亲和力即根系对离子的吸收动力学参数 I_{\max} (吸收的最大速率)、 K_m (米氏常数) 来提高对土壤养分的吸收效率, 这对果树吸收能力有重要意义。

平邑甜茶幼苗根系生长环境发生变化 (从完全营养液转到缺磷介质中或是从缺磷环境转到完全营养液中) 时, 根系感受外界磷营养胁迫信号后, 在短时间 (6 h) 内 I_{\max} 和 K_m 值均迅速升高, 这说明平邑甜茶幼苗可以通过改变根系对介质环境磷的吸收特性而对生长环境的快速变化做出适应性调整, 并随胁迫时间的延长, 通过代谢调整, 对新的营养环境逐渐适应。同时根系在基因水平也会做出相应调整, 如某些基因表达和新蛋白的合成, 但需要一定时间。缺磷 24 h 后 I_{\max} 仍比对照高, 表明很可能有新的高亲和磷酸盐吸收转运体的生成。高亲和力磷酸盐转运蛋白具有将无机磷酸盐从外在基质 (磷浓度很低) 转移进入内部无机磷酸盐浓度很高的细胞质的功能 (明凤 等, 2004)。目前已从拟南芥中分离到许多编码高亲和磷酸盐转运蛋白基因: *phl2*、*phl1*, 其特征为根系表达上的特异性, 磷缺乏快速诱导表达, 磷恢复则表达逆转以及对磷元素缺乏的表达特异性。小麦中也分离到两个磷转运蛋白基因 *TaPT8* 和 *TaPHT2*; 1, 低磷下促进酵母突变体吸收磷 (常胜合 等, 2004), 运用 RQRT-PCR 分析发现 *TaPT8* 在根中表达受磷饥饿诱导, 参与根从土壤中吸收 P 过程。新的磷酸盐吸收转运体的生成, 有利于植株根系在缺磷环境中维持高的磷吸收能力, 72 h 后很长一段时间内, I_{\max} 值依然

高于对照, K_m 值明显低于对照, 以及较强的根系活力 (表 1), 也正说明了这一点。实际上作者在砂培试验中也得到了类似的结果 (数据未列出)。

3.2 平邑甜茶对环境长期缺磷的适应

长期缺磷时, 根系会继续在基因水平做出相应调整, 如改变生根基因的表达, 改变根原基的生成, 从而使植株根构型发生相应变化。试验中我们观察到, 缺磷处理 24 h 就可观察到根原基的形成, 但 7~8 d 时才明显从根表面发现新根, 说明环境缺磷 24 h 植株开始启动根构型调节机制, 但一周后根构型才逐渐发挥作用。第 8~14 天植株侧根的发生和伸长迟缓, 可能这个阶段新生根系主要进行细胞内部的代谢调整与充实, 如磷高效吸收载体和磷酸酶等相应变化。从第 17 天开始, 缺磷介质中生长的平邑甜茶幼苗一级侧根明显伸长, 根构型变化更加明显。相关试验也表明缺磷对突破母体后的侧根的伸长生长有明显促进作用 (范伟国和杨洪强, 2007)。这是根构型对环境磷素进一步缺乏所做出的新一轮的适应性变化, 它对于植株开拓新的含磷新区域或改变原有介质环境以满足植株对磷的需求, 具有重要意义。

果树根构型对营养元素的吸收有较大影响 (Lopez-Bucio et al., 2002)。廖红和严小龙 (2000) 利用分子图谱定位技术, 从分子水平上证实菜豆根构型性状与磷吸收率密切相关。王应祥等 (2003) 研究发现, 水培条件下磷吸收效率高的基因型, 具有较长的根长与较大的根表面积。低磷胁迫刺激根系的生长, 低磷处理下的根长和表面积都表现出高于高磷处理。在田间条件下, 根构型对磷吸收影响较大。在营养胁迫的长期选择压力下, 植物可通过改变根构型来提高植物对土壤难溶态养分 (如磷、铁、锌、钙等) 的吸收能力, 因此不同植物根系形态学的不同导致了其养分吸收特性的差异。

根构型对营养胁迫的适应性变化是受基因调控的一个生理过程 (Athikkattuvalasu et al., 2002; Mudge & Rae, 2002)。在拟南芥中克隆到 *PHR1* 基因 (Bates & Lynch, 2001), 它编码了缺磷反应蛋白 PSR1, 是一种调节蛋白, 对控制营养诱导的根生长发育起关键性作用。

从生理角度看, 导致根构型变化可能与碳素的重新分配和内源激素调节有关。根系能够感受养分胁迫信号, 诱导地上部同化物向根系分配, 促进整个根系生长 (范伟国和杨洪强, 2006)。

如果过长时间缺磷, 植株对环境缺磷的适应性反应会逐渐减弱。我们在试验中观察到平邑甜茶幼苗植株, 在缺磷环境中生长 50 d, 根系生长发育显著减缓, 根系明显减少, 新梢生长点死亡, 地上部生长停止等现象。这是因为植株长时间得不到磷的供应, 可溶性碳水化合物合成及运输受阻, 代谢紊乱, 不能对环境缺磷做出适应性反应。所以, 尽管平邑甜茶在短时间内可以通过磷吸收动力学的变化来适应缺磷胁迫, 并在较长期内能够依赖根构型的变化对环境缺磷做出适应, 而如果长时期处于缺磷环境中, 这种适应能力也会丧失。植株对缺磷的适应能力, 在生产上为磷肥的施用和补给赢得了时间, 也可短时间利用这种适应能力提高磷肥的利用率, 但是生产中不能完全依赖这种适应, 这种适应能力更不能代替施肥, 环境一旦缺磷, 仍要及时补给。

References

- Athikkattuvalasu S K, Varadarajan D K, Mukatira U T, Paino D'Urzo M, Damsz B, Raghothama K G. 2002. Regulated expression of *Arabidopsis* phosphate transporters. *Plant Physiol.*, 130: 221 - 233.
- Bates T R, Lynch J P. 2001. Root hairs confer a competitive advantage under low phosphorus availability. *Plant Soil*, 236: 243 - 250.
- Chang Sheng-he, Shu Hai-yan, Tong Yi-ping, Qin Guang-yong, Li Bin, Li Zhen-sheng. 2004. Isolation, function and expression analysis of two wheat phosphate transporter genes. *Acta Bot. Boreal.-occidentalia Sinica*, 24 (10): 1779 - 1785. (in Chinese)
- 常胜合, 舒海燕, 童一平, 秦广雍, 李 滨, 李振声. 2004. 两个小麦磷转运蛋白基因的分离、功能鉴定和表达研究. *西北植物学报*, 24 (10): 1779 - 1785.
- Dong Shu-fu. 1995. Studies on the characteristics of nutrient absorption and the rhizosphere microenvironment of apple roots [Ph. D. Dissertation]. Hangzhou: Zhejiang Agricultural University. (in Chinese)

- 董淑富. 1995. 苹果根系养分吸收特性及根际微域环境的研究 [博士论文]. 杭州: 浙江农业大学.
- Fan Wei-guo, Yang Hong-qiang. 2006. Root system architecture and the relations to nutritional status and plant growth hormone in fruit trees. *Journal of Fruit Science*, 23 (4): 587–592. (in Chinese)
- 范伟国, 杨洪强. 2006. 果树根构型及其与营养和激素的关系. *果树学报*, 23 (4): 587–592.
- Fan Wei-guo, Yang Hong-qiang. 2007. Nutrient deficiency affects root architecture of young seedling of *Malus hupehensis* (Pamp) Rehd. under artificial medium cultivation. *Scientia Agricultura Sinica*, 40 (1): 161–166. (in Chinese)
- 范伟国, 杨洪强. 2007. 人工基质培养条件下营养亏缺对湖北海棠实生幼苗根构型的影响. *中国农业科学*, 40 (1): 161–166.
- Fang Cong-bing, Sun Jun. 2001. Iron absorption kinetics of peach. *Scientia Agricultura Sinica*, 17 (1): 4–6. (in Chinese)
- 方从兵, 孙 俊. 2001. 桃铁离子吸收动力学研究. *中国农业科学*, 17 (1): 4–6.
- Guo Yu-chun, Lin Wen-xiong, Shi Qiu-mei, Liang Yi-yuan, He Hua-qin, Chen Fang-yu. 2003. Physiological adaptability of seedling rice genotypes with different P uptake efficiency under low P-deficient stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 14 (1): 61–65. (in Chinese)
- 郭玉春, 林文雄, 石秋梅, 梁义元, 何华勤, 陈芳育. 2003. 低磷胁迫下不同磷效率水稻苗期根系的生理适应性研究. *应用生态学报*, 14 (1): 61–65.
- Han Zhen-hai, Wang Yong-zhang, Sun Wen-bin. 1995. Iron absorption kinetics for Fe-efficient vs. -inefficient species in *Malus*. *Acta Horticulturae Sinica*, 22 (4): 313–317. (in Chinese)
- 韩振海, 王永章, 孙文彬. 1995. 铁高效及低效苹果基因型的铁离子吸收动力学研究. *园艺学报*, 22 (4): 313–317.
- Huang Zhi-gang. 2000. The influences of different application quantity of phosphorus on rape root system and the absorption of phosphorus. *Journal of Guangxi Agriculture*, 3: 27–29. (in Chinese)
- 黄智刚. 2000. 不同施磷量对油菜根系形态和磷吸收的影响. *广西农学报*, 3: 27–29.
- Lee R B. 1982. Selectively and Kinetics of iron uptake by barley plants following nutrient deficiency. *Ann. Bot.*, 50: 429–449.
- Lopez-Bucio J, Hernandez-Abreu E, Sanchez-Calderon L, Maria F N J, June S, Luis H E. 2002. Phosphate availability alters architecture and causes changes in hormone sensitivity in the *Arabidopsis* root system. *Plant Physiol.*, 129: 244–256.
- Li Ji-yun, Sun Jian-hua, Liu Quan-you, Tong Yi-ping. 2000. A study on the physiological properties of root systems in various wheat varieties and the effects of their phosphorus uptake and utilization efficiency on the yields. *Acta Bot. Boreal. -occident. Sin.*, 20 (4): 503–510. (in Chinese)
- 李继云, 孙建华, 刘全友, 童依平. 2000. 不同小麦品种的根系生理特性、磷的吸收及利用效率对产量影响的研究. *西北植物学报*, 20 (4): 503–510.
- Liao Hong, Yan Xiao-long. 2000. Molecular mapping of QTLs conferring root architecture of common bean in response to phosphorus deficiency. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 8 (1): 67–70. (in Chinese)
- 廖 红, 严小龙. 2000. 低磷胁迫下菜豆根构型性状的 QTL 定位. *农业生物技术学报*, 8 (1): 67–70.
- Ming Feng, Lu Qun, Dai Wei, Shen Da-ling. 2004. Study on the function of *OrLPT1*, a possible gene encoding high affinity phosphate transporter in rice (*Oryza sativa*). *Chinese J. Rice Sci.*, 18 (3): 203–207. (in Chinese)
- 明 凤, 路 群, 戴 薇, 沈大陵. 2004. 水稻高亲和磷酸盐转运蛋白功能的初步研究. *中国水稻科学*, 18 (3): 203–207.
- Mudge S R, Rae A L, Diatloff E, Smith F W. 2002. Expression analysis suggests novel roles for members of the Pht1 family phosphate transporters in *Arabidopsis*. *Plant Journal*, 31 (3): 341–353.
- Wang Ying-xiang, Liao Hong, Yan Xiao-long. 2003. Preliminary studies on the mechanisms of soybean in adaptation to low P stress. *Soybean Science*, 22 (3): 208–212. (in Chinese)
- 王应祥, 廖 红, 严小龙. 2003. 大豆适应低磷胁迫的机理初探. *大豆科学*, 22 (3): 208–212.
- Wu Ping, Yin Li-li, Zhang Li-ping. 2001. Molecular physiology of plant nutrition. Beijing: Science Press: 106–108. (in Chinese)
- 吴 平, 印莉莉, 张立平. 2001. 植物分子营养生理学. 北京: 科学出版社: 106–108.
- Yang Hong-qiang, Zhang Lian-zhong, Qi Jin-liang, Jie Yu-ling. 2003. The kinetics of calcium uptake in apple rootstock roots. *Acta Horticulturae Sinica*, 30 (3): 253–257. (in Chinese)
- 杨洪强, 张连忠, 戚金亮, 接玉玲. 2003. 苹果砧木根系钙素吸收动力学研究. *园艺学报*, 30 (3): 253–257.
- Zhang Zhi-liang, Qu Wei-jing. 2003. The experimental guide for plant physiology. Beijing: Higher Education Press: 23–25. (in Chinese)
- 张志良, 瞿伟菁. 2003. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社: 23–25.